

Die ökosystemare Bedeutung der Biodiversität

Karl Eduard LINSENMAIR

Gliederung

1. Einleitung
2. Unsere existentielle Abhängigkeit von ökosystemaren Leistungen
3. Die Dimensionen der Vielfalt – noch weitgehend unbekannt
4. Die ökosystemare Bedeutung der Diversität
5. Redundanz in Gilden: ökosystemar überflüssig und daher verzichtbar?
6. Der dauernde Wandel der ökologischen Verhältnisse verlangt ein hohes Anpassungspotential
7. Diversität und Persistenz von Ökosystemen: die alte Diskussion um die Beziehung zwischen Diversität und Stabilität
8. Wie lässt sich der stete evolutive Trend zu hoher Diversität erklären?
9. Die Bedeutung schwacher Wechselwirkungen
10. Integrierte Ökosystemleistungen als Beiträge zu den Biosphärenleistungen
11. Welche Folgerungen sind zu ziehen?
12. Wie kann ein Höchstmaß an Diversität bewahrt werden?

Zusammenfassung/Summary
Literatur

1. Einleitung

Nach unserem heutigen Wissen ist die Erde der einzige Planet unseres Sonnensystems, der Leben beherbergt und der schon aus dem Weltall erkennbar durch seine Biosphäre tiefgreifend geprägt wird. Wesentlichste, auch für uns Menschen unabdingbar lebensnotwendige Eigenschaften verdankt unsere Erde allein ihren Lebewesen und deren Leistungen. Dazu zählen z.B. das (lokale bis globale) Klima, die heutige Zusammensetzung der Atmosphäre und ihre Regelung incl. des von uns in jüngster Zeit ramponierten lebenswichtigen troposphärischen Strahlungsschild des Ozons. Weiterhin werden alle großen und kleinen geochemischen Kreisläufe, u.a. die des Wassers, des Kohlenstoffs, des Stickstoffs, des Sauerstoffs und des Phosphors entscheidend biologisch beeinflusst. Auch Bodenbildung und Bodenfruchtbarkeit und vieles mehr würde ohne die integrierten Leistungen der Lebewesen entweder überhaupt nicht existieren bzw. funktionieren oder in der Form und der Dynamik fundamental verschieden und für die ganz große Mehrzahl aller heutigen Organismen gänzlich lebensfeindlich sein (s. dazu als eine sehr gute zusammenfassende Darstellung: WBGU - Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung: Jahresbericht 1999).

Das Leben hat nicht nur das Angesicht des größten Teils der Erde geprägt, ist fast überall landschaftsbe-

stimmend und fehlt – wie wir größtenteils erst in jüngster Zeit gelernt haben – auch unter vielen uns äußerst lebensfeindlich erscheinenden Bedingungen nicht. (Die große Gruppe der Archaeobakterien kommt fast nur in Extremhabitaten vor (BROCK et al. 1996)). Es hat vielmehr noch darüber hinaus den Gesamtzustand der Erde und ihrer Dynamik weit weg von den beiden alternativen thermo-dynamischen Gleichgewichtszuständen getrieben, die bei einem leblosen Gestirn bei sonst gleichen planetaren Randbedingungen zu erwarten wären (GORSHKOV & MAKARIEVA 2000). Es ist ihm dabei – auf der Basis vielfach noch nicht bzw. nur unvollständig verstandener Regelprozesse – gelungen, diesen Zustand eines „exotischen“ dynamischen Fließgleichgewichts über Hunderte von Millionen Jahren trotz zahlreicher höchst massiver Störeinflüsse, erstaunlich gut beizubehalten und Abweichungen immer wieder zu korrigieren und auf einem für das Leben günstigen Niveau zu stabilisieren.

2. Unsere existentielle Abhängigkeit von ökosystemaren Leistungen

Eine hier besonders interessante, in ihren Mechanismen unverstandene Regelung der Biosphäre ist z.B. die Einstellung und langfristige Beibehaltung der biogen erzeugten 21% Volumenprozent Sauerstoff in unserer Atmosphäre. Bei 15% wäre z.B. trockenes Holz nicht mehr entzündbar, bei 25% aber würden auch die dauerfeuchten Regenwälder abbrennen (NISBET 1994). Jede stärkere Abweichung vom eingestellten Wert der 21% würde also die Welt insgesamt grundlegend verändern. Solche Phänomene scheinen Lovelocks Gaia-Hypothese zu stützen (LOVELOCK 1991, 1994), die sich allerdings in der von ihm vertretenen Form, in der die Erde als Superorganismus mit speziell selektierten homöostatischen Regelkreisen gesehen wird, nicht mit dem in Einklang bringen lässt, was wir von der Evolution von Vielartensystemen zu wissen glauben. Die beschriebenen Phänomene lassen sich aber nicht wegdiskutieren, sie lassen sich aber anders interpretieren und dann auch mit unseren heutigen Evolutionsvorstellungen harmonisieren.

Wir können hier einleitend schon festhalten: Ökosystemare Leistungen, die stets der abgestimmten Interaktionen vieler sich funktional unterscheidenden Organismen bedürfen, schufen erst die Voraussetzung für die Entstehung des Lebens in seiner heuti-

gen Ausprägung; sie waren Vorbedingung für unsere eigene Stammesgeschichte und sie werden unersetzbare Voraussetzung für unsere künftige Existenz sein. Jede drastische Änderung dieser existentiellen Voraussetzungen wird zwar sicher nicht das Leben und seine evolutive Potenz auslöschen, sie wird aber mit einiger Wahrscheinlichkeit dem längerfristigen Weiterleben unserer Art ein Ende setzen.

Völlige Achtlosigkeit gegenüber den natürlichen, biologischen Grundlagen unseres Daseins einerseits und maßlose Überschätzung unserer technisch-wissenschaftlichen Leistungsfähigkeit auf der anderen Seite sind dafür verantwortlich, dass diese Botschaft bei der großen Mehrzahl der Menschen noch nicht wirklich angekommen ist, obwohl sie schon oft gesendet wurde. Wäre es anders, dann könnten wir nicht so rücksichtslos mit unseren unverzichtbaren natürlichen Lebensgrundlagen umgehen, könnten nicht pro Jahr weltweit 2.500 Milliarden, also 2,5 Billionen DM allein für ökosystem- und biodiversitätsschädigende Subventionen (MYERS 1997, WBGU 2000) und noch viel höhere Beträge für Rüstung und andere eher lebensvernichtende als lebenserhaltende Maßnahmen aufwenden, aber nicht z.B. die etwa 40 Milliarden aufbringen, die nötig wären, um ein weltweites Schutzgebietssystem zu finanzieren, das etwa 15% der Landfläche umfassen würde (WBGU 2000). Im Konzert mit anderen, für unser längerfristiges Überleben unumgänglich notwendigen Maßnahmen zur Etablierung nachhaltiger, unsere natürlichen Lebensgrundlagen schonender Bewirtschaftungsformen naturgegebener Ressourcen, wäre ein solches Schutzgebietssystem voraussichtlich in der Lage, die längerfristige Erhaltung von etwa 50% der Biodiversität, die es vor wenigen Jahrzehnten noch auf unsere Erde gab, über das 21. Jahrhundert hinweg zu retten.

Trotz z. T. sehr schwieriger Bedingungen konnte sich das Leben – nach einer noch weitgehend unbekanntem Etablierungsphase – als kontinuierlicher Prozess halten und immer weiter entfalten. Jedes der Trilli- oder Quadrillionen momentan existierenden Lebewesen verdankt seine Existenz einem in keinem einzigen Fall vor der Reproduktion unterbrochenen Verfahrenskontinuum über den für uns unvorstellbar langen Zeitraum von etwa 3,5 bis 4 Milliarden Jahren. Angesichts der massiven externen Störungen durch 1) die geologische Dynamik der Erde selbst (Stichworte Plattentektonik mit ihren tiefgreifenden Folgen für die terrestrischen und marinen Biome – s z. B. (WHITMORE & PRANCE 1987), 2) die Dynamik des Planetensystems (Stichwort Milankowitch-Zyklen) und Änderungen im Strahlungshaushalt der Sonne und 3) stellare Ereignisse, wie der Einschlag von Großmeteoriten, erscheint dieses Lebenskontinuum als ein Wunder. Ein solches Kontinuum kann wohl kaum allein auf einer ununterbrochenen Serie immer neuer glücklicher Zufälle beruhen, vielmehr dürften hier systemerhaltende Effekte der von den

Lebensgemeinschaften gebildeten Biosphäre eine zentrale Rolle gespielt haben.

Heutiges Leben hängt unlösbar von anderem Leben ab (Abb. 1a, b). Nicht nur, weil heute neues Leben nur in der Generationenfolge von Elter(n) und Nachkommen entsteht, sondern weil der einzelne Organismus, die Population, Art und die aus vielen Arten bestehenden Funktionseinheiten, wie Gilden, Biozöosen, Ökosysteme, Biome als Abhängige in das vielschichtige, dynamische Netz der weltumspannenden Biosphäre eingebunden sind. Zumindest auf der Ebene der Eukarya – also vom Niveau der Einzeller aufwärts – können wohl alle rezenten Formen nicht mehr autark existieren, sondern stellen Systemteile dar, die mit anderen aktiv und passiv, direkt – wie im Fall der Nahrungsabhängigkeit – und indirekt – wie z.B. bei den großen Stoffkreisläufen – lebensnotwendig verflochten sind.

Basal bestehen die Knoten dieses Lebensnetzes aus allen im Moment gerade vorhandenen Organismenindividuen. Diese bilden mit con- und heterospezifischen Organismen und ihrer abiotischen Umwelt zusammen überindividuelle Funktionsstrukturen auf höheren Integriationsebenen aus. Diese weisen niveauspezifische Eigenschaften auf (bringen z.B. viele für uns überlebenswichtige ökosystemare Leistungen hervor). Diese Leistungen sind grundsätzlich mehr als die Summe dessen, was die einzelnen Einheiten des darunter liegenden Niveaus zeigen. Sie kommen durch eine Unzahl vielschichtiger Interaktionen zustande, die oft nicht-linearen Funktionen folgend, negativ und positiv rückgekoppelt, in ihren zeitlichen Dimensionen um viele Größenordnungen (von Sekunden bis zu Hunderten von Millionen Jahren) variieren und bei denen Organismen direkt und indirekt aufeinander und auf ihre abiotische Umwelt einwirken.

3. Die Dimensionen der Vielfalt – noch weitgehend unbekannt

Auf allen Ebenen der Lebensmanifestation stoßen wir dabei auf eine sehr hohe Variabilität, auf eine große Vielfalt aller strukturellen und funktionellen Lebensmanifestationen. Recht leicht für jedermann zumindest prinzipiell erkennbar, allgegenwärtig und auch vergleichsweise gut erfassbar ist diese Lebensvielfalt auf dem Niveau der Arten (Abb. 2a, b). Dabei kennen wir aber die Zahl heute lebender Organismenarten nicht einmal der Größenordnung nach (die Schätzungen reichen von ca. 4-6 bis über 100 Millionen ARTEN (GROOMBRIDGE 1992, MAY 1992, HEYWOOD & WATSON 1995, KÖNIG & LINSENMAIR 1996 u. a. m.)). Auch von weit mehr als 90% der wissenschaftlich erfassten, etwa 1,5- max. 1,8 Millionen Arten (auch hier verfügen wir über keine genauen Zahlen!) wissen wir über ihre Biologie und ihre ökologische Rolle fast oder gar nichts. Diese massiven Wissensdefizite (s. u. a. dazu



1a



1b



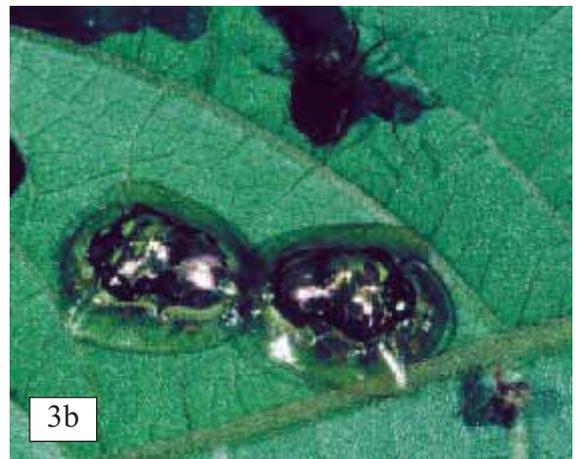
2a



2b



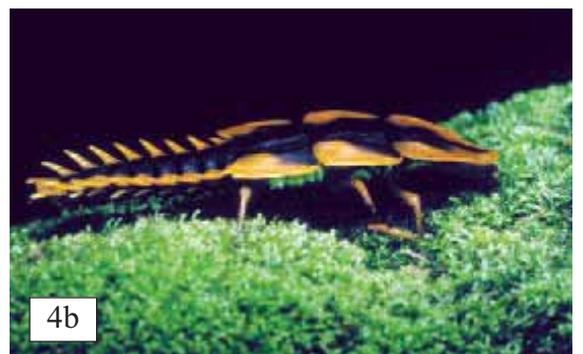
3a



3b



4a



4b

die Serie von „insight articles“ in Nature 405, vom 11. Mai 2000) stellen sich nun angesichts drängendsten Bedarfs an handlungsrelevantem Wissen als sehr kritisches Problem heraus, denn auch bei sehr großen Anstrengungen werden diese Lücken nicht schnell zu schließen sein, und es steht zu befürchten, dass hier auch in der näheren Zukunft weiterhin viele politische und ökonomische Entscheidungen getroffen werden, die nicht dem weisen Vorsichtsprinzip entsprechen, das angesichts unserer großen Wissenslücken geboten wäre, sondern den kurzfristigen Gewinninteressen solcher Lobbys entgegen kommen, die massiven politischen Druck ausüben können.

Als kleiner Exkurs scheint es mir hier angebracht, kurz darauf einzugehen, warum die Erforschung dieser Lebensvielfalt, der Biodiversität, in vieler Beziehung noch in den Kinderschuhen steckt. (Ich zitiere hier z.T. wörtlich aus LINSENMAIR (2000): Die Diversität des Lebens hat die Biologen schon immer fasziniert. Sie zu erfassen und zu ordnen, wurde lange Zeit als eine ganz zentrale Aufgabe der Biologie gesehen. Mit der Entfaltung der molekularen Biologie und dem steilen Aufschwung apparativer und experimenteller Forschung in vielen weiteren Teilgebieten biologischer Forschung gerieten die mit der Diversität traditionell befassten Arbeitsfelder: Taxonomie, Systematik, Faunistik, Biogeographie für Jahrzehnte ins Abseits des Ansehens und der Förderung und damit unter anderem in eine Nachwuchskrise, die sich bei der bisher nur zaghaft begonnenen besseren Förderung dieser Disziplinen nicht schnell beheben lassen wird, zumal die Chance zur Kontinuität in der Weitergabe des Wissens in vielen Fällen durch den Tod des/der weltweit letzten Experten für zahlreiche Taxa schon verspielt worden ist oder gerade verspielt wird, wobei auch Felder von unmittelbarer Anwendungsrelevanz, z.B. der Landwirtschaft (MILLER & ROSSMAN 1995) betroffen sind mit entsprechend negativen ökonomischen Konsequenzen. Dazu kommt noch: Ziel der klassischen Taxonomie und Systematik war es, Ordnung in eine als gegeben betrachtete Vielfalt zu bringen. Die Vielfalt selbst war dabei weder in ihrer Genese noch in ihren aktuellen Funktionen ein direkter Forschungsgegenstand dieser Fachdisziplinen, sondern dies wurde als ein Problem der Ökologie gesehen.

Die Ökologen haben sich aber bis vor kurzem vor allem für Prozesse interessiert. Mit der großen Vielfalt von Lebensformen und Interaktionen in komplexen Systemen konfrontiert, bestand ihre Problembewältigung fast immer darin, die Vielfalt der Mitspieler und ihrer oft nicht im Detail bekannten unterschiedlichen Beziehungen zu einander auf einige wenige funktionale Gruppen und auf möglichst basale Funktionen zu kondensieren. Dabei verfahren sie sehr großzügig. Den einzelnen Arten – von „key-stone species“, Schlüsselarten gelegentlich abgesehen – schenken sie bei Prozessanalysen meist keine nähere Aufmerksamkeit („... biodiversity, which ten

years ago was considered unimportant by most ecosystem ecologists ..“ (TILMAN 2000).

Es bedurfte erst der Wahrnehmung der massiven Bedrohung der biologischen Diversität durch den anthropogenen „global change“, den von Menschen gemachten globalen Wandel, vor allem durch eine Reihe von Büchern, die von einem breiteren Publikum rezipiert wurden (RAVEN 1980, MYERS 1984, WILSON & PETER 1988, DEUTSCHER BUNDESTAG 1990, WILSON 1992), um ein verstärktes Interesse an der Vielfalt des Lebens wiederzuerwecken und dabei dann zu erkennen, wie extrem weit wir von einer Erfassung und einem wahren biologischen Verständnis der Vielfalt des Lebens auf der Erde entfernt sind – und zu erahnen, wie gefährlich diese Wissenslücke werden kann (s. dazu u.a. noch: SOULE 1986, EHRlich & EHRlich 1981, EHRlich & WILSON 1991, PIMM 1991, LOVEJOY 1994).

Die dabei aus der Synthese von vor allem Ökologie, Naturschutzforschung, Evolutionsbiologie, Taxonomie, Systematik, Faunistik, Vegetationskunde, zunehmend auch einer ökologisch ausgerichteten Mikrobiologie und Biogeographie im letzten Jahrzehnt neu entstandene Biodiversitätsforschung (s. u. a. GROOMBRIDGE & JENKINS 2000, HUSTON 1994, KÖNIG & LINSENMAIR 1996, ROSENZWEIG 1995) hat die Vielfalt der Lebenserscheinungen zu ihrem expliziten Forschungsgegenstand gemacht und damit begonnen, ein eigenständiges wissenschaftliches Arbeitsfeld zu eröffnen – und nicht nur alte Inhalte in neue, respektablere, eher Forschungsgelder anziehende Kleider zu stecken, wie von Kritikern immer mal wieder behauptet wird (GHILAROV 1996), (was aber nicht heißen soll, dass der Begriff nicht vielfach grob missbraucht und auch Etikettenschwindel mit ihm getrieben wird).

4. Die ökosystemare Bedeutung der Diversität

Die zentrale Frage hier nun, auf die erste Antworten gegeben werden sollen, ist die nach der Bedeutung der organismischen Vielfalt für die ökosystemaren Leistungen, vor allem für diejenigen, die unsere unverzichtbare Lebensbasis darstellen: wie die Regelung des Klimas und der Atmosphärenzusammensetzung, die Erhaltung der Energieflüsse und der Stoffkreisläufe, die Erhaltung der Produktivität der Ökosysteme, die Reinigung von Luft und Wasser, die Erhaltung des kurzfristigen Anpassungs- und des langfristigen Evolutionspotentials der Biosphäre und ihrer Kompartimente, um nur einige der wichtigsten kostenlosen Dienste und lebenserhaltenden Potentiale der Biosphäre anzuführen (neue zusammenfassende Darstellung in WBGU 2000).

Ist nun die organismische Vielfalt in ihrem gesamten Umfang eine Voraussetzung für diese ökosystemaren Leistungen, auf denen jedes höhere Leben beruht, oder aber ist die Vielfalt – unter diesen funktionalen

Aspekten betrachtet – eher eine Form des Luxuriens der Natur, nach dem Motto: „Natura ludet“ – die Natur spielt? Bei einer entsprechenden Umfrage würden die meisten Mitbürger wohl Letzterem zustimmen und in der Vielfalt vor allem Spielerei sehen.

Einen Teil der Variabilität können wir bei etwas näherem Hinsehen ganz leicht verstehen und als unbedingt notwendig erkennen – z.B. den Zwang zu einer gewissen evolutiven Spezialisierung, da der Generalist in vielen Fällen einem Spezialisten unterlegen sein wird, was zu seiner selektionsbedingten Verdrängung führen wird. Die Folge ist, dass keine Organismenart existiert, die nicht mehr oder weniger stark spezialisiert und damit zwangsläufig für viele potentielle Lebensbereiche untauglich ist. Wir verstehen hier dann leicht z.B. funktionale Variabilität bei den Ressourcenansprüchen und vielen Leistungen, geographisch-klimatische und sonstige auf ökologische Gradienten, auf unterschiedliche Habitate bezogene Verschiedenartigkeit und auch die geschichtlich-biogeographischen Unterschiede – und damit in manchen Gruppen – so z.B. bei höheren Pflanzen und Wirbeltieren – sicher schon wenigstens ein Viertel der Gesamtvariabilität (Angaben dazu u. a. in HEYWOOD & WATSON 1995, GROOMBRIDGE & JENKINS 2000). Bei den anderen Gruppen fehlen uns die Kenntnisse, um hier irgendwelche, auch nur annähernd richtige Schätzungen abgeben zu können.

Wieso aber finden wir syntop und synchron – d.h. gleichzeitig im gleichen Lebensraum – in vielen Biozönosen eine Vielzahl funktional sehr ähnlich erscheinender Arten. Auf einem einzigen ha eines Waldes in manchen Teilen Borneos (Abb. 3a, b) können bis zu über 500 Holzpflanzenarten stehen (im Lamir Hills National Park wurden 1175 Baumarten (ohne Lianen und Büsche) über 1 cm DBH auf 52 ha nachgewiesen (CONDIT et al. 2000); es finden sich dort unter den Insekten allein Abertausende von Käfern, die an diesen Pflanzen fressen, Abertausende von Pilzen, die ihre tote Biomasse abbauen, usw.. Die früher üblichen Annahmen, alle diese Arten könnten jeweils ihre eigene, gut abgegrenzte ökologische Nische mit jeweils eigenen limitierenden Ressourcen bilden und deshalb eng gepackt nebeneinander existieren, hat sich als unhaltbar erwiesen. Die hier notwendige Zahl so vieler limitierender Ressourcen gibt es nicht – und der Spezialisierungsgrad scheint in der Regel in diesen besonders diversen Systemen nicht viel höher zu sein als z.B. in unseren – durch die Wirkung der Eiszeiten sehr stark verarmten – Ökosystemen. In einigen Fällen wurden schon gute Befunde erarbeitet, die eher auf einen niedrigeren Spezialisierungsgrad hinweisen (BASSET 1992, FIEDLER 1995, 1998). Dies ist aber ein Thema, das noch von sehr vielen Unklarheiten belastet wird, denn bisher liegen nur recht willkürliche Definitionen dazu vor, was ein Spezialist und was ein Generalist ist und darüber hinaus wissen wir bei vielen Gruppen so wenig, dass wir auch auf der Basis der bisherigen Defi-

nitionen keine quantitativen Angaben machen können.

5. Redundanz in Gilden: ökosystemar überflüssig und daher verzichtbar?

Stellt demnach die Mehrzahl der Organismenarten nur Spielformen einiger weniger Funktionstypen dar, nur Variationen weniger essentieller funktionaler Themen? Diese Variationen hätten dann zwar alle noch einen moralisch-ethisch begründbaren Existenz- oder Eigenwert (NORTON 1987, BARBIER et al. 1994, GROOMBRIDGE & JENKINS 2000), ggf. auch einen ästhetischen oder kulturellen Symbolwert als Mitgeschöpfe, manche auch Gebrauchswert, wenn wir sie aktuell im weitesten Sinn nutzen. Alle könnten künftigen, d.h. optionalen Wert haben, später sich vielleicht als nutzbar erweisen – und auf jeden Fall haben sie wissenschaftlichen Wert, da in der Biologie die Variabilität ein expliziter Forschungsgegenstand ist. Alle haben sie auch einen potentiellen evolutiven Wert, denn es ist prinzipiell unvorhersehbar, wo Evolution in der Zukunft weitergehen wird und mit jeder ausgerotteten Art verliert die Biosphäre zweifelsfrei an Evolutionspotential und erleidet damit einen Verlust (s.a. LINSENMAIR 1998, 2000 und dort angegebene Literatur).

Für die Erhaltung der derzeitigen Leistungsfähigkeit der Ökosysteme wären bei Zutreffen dieser Redundanzhypothese (z. B. WALKER 1992) viele Arten verzichtbar (LAWTON & BROWN 1994). Entscheidend wäre es dann unter diesem Aspekt nur, die Weiterexistenz der verschiedenen Funktionstypen in jeweils zumindest einer habitatangepassten Form sicherzustellen. Viele Variationen dieser Funktionstypen wären untereinander austauschbar. In dem heute mehrheitlich in allen bestimmenden Gesellschaften üblichen, ausgeprägt anthropozentrischen Weltbild, wären diese Arten dann opferbar, wenn ihre Erhaltung mit sozio-ökonomisch erwünschten Entwicklungszielen einer Mehrheit im Widerspruch steht und ein kompensierender Nutzen aktuell nicht gegeben ist und sich auch nicht direkt absehen lässt.

Wegen der heute üblichen ökonomischen Diskontierung künftigen Nutzens, die für die Bewertung unseres natürlichen Existenzpotentials sicher nicht nur ein untaugliches, sondern ein sehr gefährliches Instrument ist, werden künftige optionale Gebrauchswerte und Evolutionswerte von der großen Mehrheit der politischen und wirtschaftlichen Entscheidungsträger gering geschätzt, sie werden oft sogar schon fast etwas lächerlich gemacht (KASPAREK 2000) und als eine Argumentationsweise hingestellt, die von – überzogen – biozentrisch orientierten Naturschützern nur benutzt wird, um letztlich ausschließlich ethisch begründbare, mithin in einer materialistisch-individualistischen Gesellschaft unverbindliche Ziele zu bemänteln und ihnen damit mehr Gewicht zu verleihen. Was die Vorsorge für die kom-

menden Generationen angeht und das Gebot, ihnen keine Optionen zu nehmen, sieht es auch nicht besser aus: Die objektive Beobachtung des derzeitigen üblichen Handelns in Politik und Wirtschaft spricht doch sehr dafür, dass es sich hier im Konfliktfall um reinste Lippenbekenntnisse handelt und nicht um verbindliche Verhaltensimperative, die eigentlich selbstverständlich sein müssten.

Was lässt sich nun definitiv – also an wissenschaftlich Konsensfähigem – zur Frage der aktuellen ökosystemaren Bedeutung der Diversität sagen und zwar der Form der Diversität, die wir innerhalb des gleichen Funktionstyps, also definitionsgemäß innerhalb der selben Gilde bei potentiell redundanten Arten finden? Zunächst einmal lässt sich schon auf der Basis der heutigen begrenzten Erkenntnisse feststellen, dass sich beide Extrempositionen nicht halten lassen. Keinesfalls lässt sich die vorhandene Vielfalt schadlos auf jeweils einen einzelnen funktionalen Grundtypus pro Gilde reduzieren. Es ist aber auch nicht so, dass alle – z.B. Arten und sonstige – Variationen der Biodiversität für die basale Funktionsfähigkeit von Ökosystemen unverzichtbar wären, da hätte sich die Menschheit schon in der Steinzeit selbst eliminiert. Es ist hier aber nur von der *basalen Funktionsfähigkeit und von sehr begrenzten Zeiträumen* die Rede, denn angesichts der Zeitspannen, in denen sich Ökosysteme unter natürlichen Bedingungen reaktiv verändern können, verfügt die Wissenschaft nur über ganz kurzfristige Momentaufnahmen. Weiter ist noch Folgendes zu beachten: Da Ausrottungen von Arten und Zerstörungen ganzer Systeme absolut irreversible Eingriffe darstellen, haben wir keine Möglichkeit festzustellen, wie Systeme aussähen, wenn die eliminierten Arten – z.B. die vielen Großsäuger und vielen flugunfähigen Vögel, die der Homo sapiens in den letzten 10.000 Jahren, noch vor Beginn der Neuzeit weltweit ausgerottet hat – noch existierten und wie wir aus dieser Sicht dann den heutigen Zustand vieler Ökosysteme beurteilen würden. Schädigungen können oft erst mit erheblicher zeitlicher Verzögerung wirklich evident werden, weil sie viele schleichende Prozesse in Gang setzen. Ein Waldfragment in den Tropen, dessen Pflanzen zu mehr als 90% auf Tierbestäubung angewiesen sind, kann sich auch dann noch, wenn es seiner entscheidenden Pollinatoren beraubt wurde, über Jahrzehnte bis Jahrhunderte so erhalten, dass der unkundige Betrachter nicht erkennen wird, dass er hier nur eine Versammlung lebender Toter vor sich hat.

Die paläontologisch belegte Geschichte des Lebens sollte uns hier zu großer Vorsicht mahnen: Auf die auslösenden, z.T. wohl nur sehr kurzfristigen massiven Störungen, die zu einigen der früheren großen Aussterbeereignisse geführt haben, folgten lange, Hunderttausende von Jahren umfassende Zeiträume, in denen immer weitere Arten – vermutlich über sogenannte linked extinctions- und Dominoeffekte – ausgestorben sind, bevor dann die Kurve wieder um-

schwenkte und Artneubildungen die Oberhand über die Extinktionen gewonnen haben (HSU 1982, JABLONSKI 1986, RAUP 1986).

Aus den Momentbetrachtungen der ökologischen Forschung lässt sich auf jeden Fall ableiten, dass z.B. das Aussterben sehr seltener Arten, die weder direkt noch indirekt eine Schlüsselfunktion steuern, ohne große momentane Effekte bleiben sollte – aber nur so lange sich die ökologischen Verhältnisse nicht ändern. Wir kennen zahlreiche Fälle, in denen sonst sehr seltene Organismen unter speziellen, z.B. anthropogen erzeugten Verhältnissen Schlüsselfunktionen übernehmen können, vor allem im mikrobiellen Bereich, aber auch sonst auf allen Ebenen. Vermutlich gibt es welche, die immer sehr selten und wenig bedeutend bleiben werden, da wir aber bei den meisten dieser Arten derzeit nichts wissen, z.B. bei den bizarren Käfern der Gattung *Duliticola*, deren Weibchen in der (Abb. 4a, b) wiedergegeben sind, wissen wir trotz ihrer Auffälligkeit und des dadurch bedingten besonderen Interesses sehr vieler Käfersammler, das schon zu großen Expeditionen eigens zu ihrem Studium geführt hat, immer noch nichts Sicheres über ihre Nahrung (KOVAC 1999).

Die Geschichte lehrt uns ebenfalls, dass auch das Aussterben hochabundanter Arten von Ökosystemen verkraftet werden kann, wenn zur grundsätzlichen Kompensation fähige Arten vorhanden sind. So hat das Ulmensterben bei uns und die ebenfalls durch einen Pilzparasiten bedingte Ausrottung eines der quantitativ wichtigsten Bäume im Nordosten der USA, von *Castanea dentata*, zu keinen katastrophalen Störungen geführt (s. z.B. SMOCK & MACGREGOR 1989, AGRAWAL & STEPHENSON 1995). Was dies aber angesichts der menschengemachten rapiden globalen Veränderungen der ökologischen Randbedingungen für die Stabilitätseigenschaften der vom Artenverlust betroffenen Ökosysteme auch nur für die nächsten 100 Jahre bedeutet – für z.B. die Konstanz ihrer Produktivität, ihre Resistenz und Elastizität gegenüber Störungen, werden wir nie wissen, weil diese Art bis auf wenige Einzelexemplare ausgestorben ist.

Viele Effekte werden wir auch erst noch erkennen, wenn wir die komplizierten Wechselwirkungen besser durchschauen. Die Ausrottung der Wandertaube in den USA im letzten Jahrhundert, des Vogels, der wohl die höchste Abundanz unter allen Vogelarten der Welt aufwies, galt bisher als ein ökologisch weitgehend folgenloses Beispiel. Nun wird aber diskutiert, dass hierin die Ursache für die starke Ausbreitung der Lyme-Borreliose in Teilen der USA zu suchen ist, bei der Mäuse das Hauptreservoir für die als Überträger auf den Menschen fungierenden Zecken sind. Sie wurden früher – so die Annahme – über Nahrungskonkurrenz durch die Tauben kurzgehalten (CHAPIN et al. 2000). Ohne diese Konkurrenz war es ihnen möglich, viel höhere Abundanzen und eine wesentlich weitere Verbreitung zu erreichen.

6. Der dauernde Wandel der ökologischen Verhältnisse verlangt ein hohes Anpassungspotential

Was wir definitiv wissen, ist, dass sich die ökologischen Verhältnisse trotz der dämpfenden Regelkreise in der Biosphäre dauernd in allen zeitlichen Dimensionen wandeln, zum einen durch äußere, abiotische Einflüsse, die oben schon z. T. kurz erwähnt wurden, zum anderen aus systemimmanenten Gründen – nämlich durch das Wirken der Evolutionsfaktoren selbst: Einzelne Arten, ja einzelne Mutationsschritte können die Bedingungen essentiell verändern – können zum Ausgangspunkt von Radiationen werden. Auf dem Niveau einer einzelnen Art sind wir selbst das beste Beispiel: Einmal mehr, aber erstmals durch das Wirken nur einer einzigen Art, nämlich der des *Homo sapiens* ändert sich die Welt in der Folge einer evolutiven Entwicklung.

Ein entscheidender Wesenszug all dieser Änderungen ist ihre prinzipielle Unvorhersehbarkeit. Da Organismen aber keine Möglichkeit haben, auf neu auftretende Probleme durch gezielte Veränderung ihres Erbguts zu reagieren, können sie auf neue Herausforderungen nur reagieren, wenn es in der vorhandenen Variabilität schon Präadaptationen gibt. Diese müssen – wenn nicht schon gleich die passende Antwort – doch Ansatzpunkte für eine entsprechende Selektion bieten. Diese verschafft den Trägern dieser Merkmale relative Vorteile bei der Konkurrenz um den Fortpflanzungsbeitrag zur nächsten Generation.

Damit wird aber klar, dass die seltene, für das momentane Funktionieren eines Ökosystems unbedeutende Art bzw. die seltene Mutante innerhalb der Population einer Art, unter veränderten Bedingungen u. U. schlagartig eine ökosystemare Schlüsselrolle übernehmen kann. Hierfür ließen sich Tausende von Beispielen allein im Bereich der als Schädlinge klassifizierten Konkurrenten, Parasiten und Krankheitserreger des Menschen und seiner pflanzlichen und tierischen Schützlinge anführen – und natürlich auch eine sehr große Zahl von Beispielen auf der Seite der Arten, die wir positiv beurteilen. Viele der Kulturfolger des Menschen im weitesten Sinn, viele von ihm gezielt oder unbeabsichtigt verschleppte Arten, hatten in ihren Originalsystemen keinerlei Schlüsselrolle inne, sind aber unter veränderten Randbedingungen zu Arten von extremer, z. T. sehr zweischneidiger (Abb. 5 a) und auch eindeutig, zumindest in manchen Regionen, zu katastrophaler Bedeutung geworden, wie z. B. die Wasserhyazinthe *Eichhornia* in vielen afrikanischen Seen (Abb. 5 b). Dabei haben und hätten in aller Regel unsere Kenntnisse nicht ausgereicht zu prognostizieren, bei wem eine katastrophale Entwicklung zu erwarten gewesen wäre (s. dazu u. a. ELTON 1958, DRAKE et al. 1989, SOLBRIG et al. 1994, CHAPIN et al. 2000).

Ist damit die Mehrheit der zu einer Gilde gehörenden Arten in erster Linie Versicherungsgut für künftige

Änderungen? Das ist insofern nicht vorstellbar, als Evolution völlig blind gegen künftige Entwicklungen ist und sie nur solche Arten nicht eliminiert, die sich auch unter den momentan gegebenen Bedingungen halten können. Damit müssen alle Arten aktuell eine Rolle spielen und sich der Trend zur hohen Diversität, den wir in allen alten Lebensgemeinschaften sehen und dem wir in der Geschichte des Lebens immer und immer wieder begegnen, unmittelbar und nicht immer erst beim Durchschreiten von ökologischen Flaschenhälsen zeigen. Diese aktuelle Rolle der Arten und ihr ökosystemarer Wert kann nicht nur in ihrer vollen funktionalen Redundanz bestehen. Denn funktional voll redundante Arten müssen, sobald die Kapazität einer ersten limitierenden Ressource erreicht ist, in Konkurrenz geraten, wobei stets zu erwarten wäre, dass eine Art sich als konkurrenzüberlegen erweisen und nach dem Konkurrenzausschlussprinzip die unterlegene Art eliminieren wird. Wie sich aber auch in der Simulation zeigen lässt, können viele Arten mit sehr ähnlichen ökologischen Nischen nebeneinander existieren, wenn sie in ihren Ansprüchen an und ihren Reaktionen auf mindestens drei essentielle Nischendimensionen variieren, selbst wenn die Außenbedingungen konstant bleiben sollten (HUISMAN & WEISSING 1999), was aber nicht einmal über mehrere Jahre oder Jahrzehnte der Fall ist.

Eine volle ökologische Äquivalenz kann hinsichtlich bestimmter wichtiger Eigenschaften – wie der Nutzung gleicher, prinzipiell limitierter Ressourcen – nur dann langfristig gegeben sein, wenn die limitierende Ressource de facto nie, zumindest nie längerfristig erschöpft wird. Räuber und Parasiten und stochastische Störungen verschiedener Natur (s. stochastische Fluktuationsmodelle: LINSÉNMAIR (1990), KÖNIG & LINSÉNMAIR (1996) könnten hier z. B. die Gesamtheit aller Nutzer so regulieren, dass diese nie die Kapazität erreichen, wie dies bei vielen der besonders artenreichen tropischen pflanzliche Ressourcen nutzenden Insekten, wie z. B. Wanzen (Abb. 6 a) oder Herbivoren (Abb. 6 b) und auch bei vielen anderen tropischen Gilden der Fall zu sein scheint. In solchen Fällen liegt aber selbst bei noch so weitgehender Äquivalenz, keine funktionale Redundanz vor, da sich die Abundanzen dieser Arten gegenseitig nicht beeinflussen und damit keine Konkurrenzverhältnisse vorliegen, bei denen dann gegenseitiger Ersatz möglich wäre. Das gesamte System aber profitiert hier in seiner Effizienz, weil sich die parallel ablaufenden Leistungen addieren – genau wie die von Artgenossen unter der Kapazitätsgrenze.

Mit der hier getroffenen Feststellung, dass es als Regelfall keine wirklich voll redundanten Arten gibt, sondern sich eine solche Feststellung nur auf einen engen Leistungsbereich und raum-zeitlich begrenzten Ausschnitt beziehen kann, verstehen wir noch nicht den schon erwähnten, ganz universellen Trend zur hohen Variabilität auf der Ebene der Arten in Lebensgemeinschaften.

7. Diversität und Persistenz von Ökosystemen: die alte Diskussion um die Beziehung zwischen Diversität und Stabilität

Lebensgemeinschaften sind keine koevoluierten Superorganismen, die das gemeinsame Interesse an einem maximalen Reproduktionserfolg an einem Strick ziehen lassen würde, wie das im Großen und Ganzen bei den vielen spezialisierten, verschiedene Leistungen erbringenden Zellen eines Vielzellerorganismus oder bei den Kasten eines Insektenstaates oder den zu einem wirklichen Superorganismus verschmolzenen und zu Organanaloga reduzierten Individuen einer Staatsqualle der Fall ist. Wir können uns daher keine direkte Selektion homöostatischer Mechanismen in Ökosystemen vorstellen, bei denen z.B. bestimmte Arten auf maximale Ressourcenausnutzung und maximalen Reproduktionserfolg verzichten würden, um das Ökosystem als Ganzes zu stabilisieren. Solche Effekte müssen indirekt entstehen und selektiv durch die längere Persistenz belohnt werden.

Wie nun kann der Artenreichtum von Gilden zur Homöostase von Lebensgemeinschaften beitragen? Wieso finden wir nicht generell in allen Biozöosen die typische Dominanz weniger Arten mit hoher ökologischer Potenz, die gestörte und von ihren abiotischen Bedingungen her extreme, nur relativ kurzfristig existierende Lebensgemeinschaften charakterisieren? Warum führt die langfristige, von besonders massiven Störungen freie Entwicklung stets zu einer höheren Evenness, d.h. zu einer gleichmäßigeren Verteilung der Biomasse auf verschiedene Arten, zur Seltenheit der bei weitem meisten Arten (gemessen an den Maßstäben unserer nacheiszeitlichen Lebensgemeinschaften in Mitteleuropa) und zur hohen Zahl von Mitgliedern in den Gilden dieser Gemeinschaften?

Wir sind hier nun nach einem längeren Weg bei der alten Frage nach der Beziehung der Diversität von Gemeinschaften und ihren Stabilitätseigenschaften gelandet (s. dazu u.a. JOHNSON et al. 1996, LINSÉNMAIR 1995, LINSÉNMAIR 2000,) und dort jeweils aufgeführte Literatur).

Die Annahme der positiven Korrelation zwischen der Diversität von Lebensgemeinschaften und solchen Stabilitätseigenschaften war bis zum Beginn der 70er Jahre ein weit verbreitetes intuitives Konzept (ELTON 1958, MACARTHUR 1955). Dann wies MAY (1972) im mathematischen Modell nach, dass im Lotka-Volterra Konkurrenz-System höhere Diversität lokal geringere Stabilität verursacht. Allerdings bezog sich diese Aussage auf die Abundanzen der interagierenden Populationen und nicht auf die Zönose als Ganzes und beruhte außerdem auf gänzlich unökologischen Annahmen, bei der reine Zufallskombinationen von Arten untersucht wurden (s. dazu MAY 1974). Lebensgemeinschaften bestehen aber nie aus reinen Zufallskombinationen, es sei denn wir betrachten einen gänzlich neu geschaffenen Lebensraum ganz am Beginn einer Sukzession, noch bevor

es zu wirklichen Interaktionen der Neankömmlinge untereinander gekommen ist. Diese sehr essentiellen Einschränkungen der Aussagekraft der theoretischen Analyse von MAY fanden aber keine weitere Beachtung – und die ganze Diversitäts-/Stabilitätsdiskussion erstarb für mehr als ein Jahrzehnt weitgehend. Diversität als ein ökologisches Problem war in der Ökologie sehr plötzlich kein Thema mehr. Erst das durch die Biodiversitätskrise neu erwachte Interesse an Diversitätsfragen belebte diese Diskussion wieder. Die Mehrzahl der in jüngster Zeit publizierten theoretischen und empirischen Studien sprechen nun deutlich für eine positive Korrelation von Diversität mit verschiedenen Stabilitätseigenschaften (s. Artikelserie in *Nature*, Mai 2000). Diese Studien sind vorerst aber in ihrer Aussagekraft noch recht beschränkt, da sie fast alle kleinräumig, kurzfristig und an vergleichsweise artenarmen Systemen durchgeführt wurden (MCNAUGHTON 1993).

Relativ längerfristige Untersuchungen haben Tilman mit Mitarbeitern (s. TILMAN 1999 und dort aufgeführte Publikationen aus seiner Arbeitsgruppe) durchgeführt. Sie haben über 11 Jahre auf mehr als 200 Experimental- und Kontrollflächen eines Graslands in Minnesota die Diversität der Primärproduzenten manipuliert und die Produktivität, die stehende Biomasse, die Resistenz gegen Einwanderung von Arten und die Folgen einer starken Dürre untersucht. Sie fanden, dass zunehmende Diversität die Produktivität und stehende Biomasse stabilisierte, dass die diverseren Flächen resistenter gegen Dürre waren. Dies gilt aber nur für die Gemeinschaft insgesamt, die Abundanzschwankungen der einzelnen Arten nahmen gemäß den Modellrechnungen von MAY (1974) bei steigender Diversität zu. Die Resistenz gegen die Einwanderung zusätzlicher Arten stieg in allen Versuchsflächen mit zunehmender Diversität signifikant an, was ja auch in unmanipulierten Systemen immer wieder belegt wurde (s. z.B. HUSTON 1994) und schon lange bekannt ist (ELTON 1958).

Welcher Mechanismus ist hier für die mit zunehmender Diversität zunehmende Stabilisierung des Gesamtsystems verantwortlich? Nimmt man an, dass die miteinander koexistierenden Arten sich so unterscheiden, dass sie als Antwort auf veränderte Randbedingungen in ihren Abundanzen zufallsverteilt und unabhängig voneinander reagieren, dann sollte mit zunehmender Zahl der Arten die Varianz der Gesamtabundanzen abnehmen, weil sich positive und negative Veränderungen im statistischen Mittel bei größeren Zahlen die Waage halten. Dies wird in Anlehnung an das entsprechende Prinzip ökonomischer Risikoabsicherung durch Diversifikation (z.B. in einem Aktienfond) als „Portfolio effect“ bezeichnet (TILMAN et al. 1998). An dem Verhältnis der abhängigen, der sogenannten Kovarianzen und der Gesamtvarianz lässt sich klar erkennen, dass wir hier kein hauptsächlich konkurrenzgetriebenes System vor uns haben, sondern dass es die unterschiedliche Einni-



5a



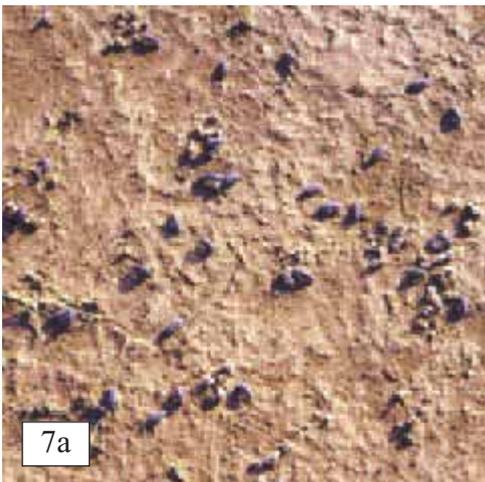
5b



6a



6b



7a



7b



8a



8b

schung der koexistierenden Arten ist, ihre sich je nach ökologischer Situation ändernde Leistungsfähigkeit, die in erster Linie zu ihrem jeweiligen momentanen Erfolg oder Misserfolg beiträgt (TILMAN 1999). Damit ist gezeigt, dass tatsächlich der Portfolio-Effekt für die verbesserten ökosystemaren Leistungen des artenreicheren Systems verantwortlich ist. Es ist die Komplementarität der Gildenmitglieder und nicht ihre redundante Übereinstimmung, die die Ökosystemleistungen auf einem hohen Niveau stabilisiert.

In natürlichen Savannenhabitaten wurde nachgewiesen, dass nach Störungen zwar mit zunehmender Diversität die Varianz der Abundanzen der einzelnen Arten zunimmt und trotzdem – vielleicht zunächst einmal kontraintuitiv – der Arten turnover (d.h. die Veränderungen in der Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften in der Zeit) aber abnimmt. Das heißt aber, dass hohe Diversität ihre eigene Erhaltung fördert.

Eine lebhafte und kontroverse Diskussion wird nach wie vor noch zur Interpretation dieser und weiterer gleichartiger Ergebnisse geführt, so z.B. zur Frage, ob es reine Diversitätseffekte gibt, oder ob diese nie von Portfolio-Effekten zu trennen sind (s. dazu TILMAN 1999 und dort angegebene Literatur). Reine Diversitätseffekte könnte es dort geben, wo Ressourcen von einzelnen Arten nicht erschöpft werden (s. o.) und sich die Effekte mehrerer Nutzerarten addieren. Aber auch in solchen Fällen werden sich bei genauerer Analyse wohl immer Differenzen zwischen diesen verschiedenen Arten zeigen, die eher Portfolio-Effekten zuzuordnen sind und die ein solches Mehrartensystem von einem Ein-Arten-System, das infolge von Abundanzschwankungen eine Ressource unterschiedlich stark nutzt, unterscheiden. Syntop lebende unterschiedliche Arten werden sich in aller Regel stärker voneinander unterscheiden als die Mitglieder einer einzelnen Population. Sie werden verschieden auf Veränderungen der Umwelt reagieren, verschiedene Feind- und Parasitenspektren aufweisen, etwas verschiedene Phänologien, Generationszeiten etc. haben – und daher oft auf gleiche Einflussfaktoren eher divergierend als gleichgerichtet reagieren und so leistungsstabilisierend wirken als es einer Art allein gelingen wird, da deren Angehörige in der Folge ihrer höheren genetischen Ähnlichkeit eher gleichgerichtet antworten werden.

In den hier zuvor erwähnten Arbeiten, die mehrheitlich mit Primärproduzenten durchgeführt wurden, näherten sich die erfassten Leistungen schon bei recht niedrigen Artenzahlen (zwischen ca. 10-30) ihren höchsten Werten. Wurden den Gilden weitere Arten zugefügt, änderte sich im Rahmen der Messparameter und der Versuchszeiten nichts mehr. Zeigt dies, dass doch viele Arten voll redundant sind? Das wäre sicher ein voreiliger Schluss, denn solche sehr kleinräumigen und kurzzeitigen wissenschaftlichen Momentaufnahmen, dazu oft noch unter sehr künstli-

chen experimentellen Bedingungen, lassen natürlich nur ansatzweise Aussagen dazu zu, welche Diversitätswerte in einer Gilde unter natürlichen, stets auch gelegentliche extreme Verhältnisse einschließenden Bedingungen optimal sind (s. dazu auch TRAVIS & FUTUYMA 1993, ORIANI & DIRZO 1996, JANZEN 1997).

8. Wie lässt sich der stete evolutive Trend zu hoher Diversität erklären?

Wie und was gewinnen Gemeinschaften, indem sie diverser werden – und wie wird diese Diversität gefördert? Welche Gegebenheiten fördern die Persistenz von Arten und sorgen für deren Akkumulation, solange sich die Randbedingungen nicht zu stark ändern? Wie greifen Ökosystemleistungen hier ein? Finden wir positive Rückkopplungen dergestalt, dass bestimmte Leistungen Diversität fördern und diese dann ihrerseits wieder die Ökosystemleistungen verbessern?

Wie aus den Ausführungen zum Kinderschuhzustand der Biodiversitätsforschung, die ich eingangs gemacht habe, jedem klar geworden sein sollte, können zu den gerade gestellten Fragen natürlich noch keine wissenschaftlich zufriedenstellenden Antworten gegeben werden. Die Richtungen, in denen wir suchen müssen, werden aber zunehmend klarer, und erste Antworten deuten sich an.

Wenn wir artenarme Systeme, seien es junge oder solcher extremer Standorte (die meist dann zusätzlich auch noch jung sind) betrachten, dann finden wir, dass sie häufig recht starke Fluktuationen ihrer z.B. stehenden Biomasse oder Produktivität zeigen. Bei den Primärproduzenten finden wir ausgeprägte Sukzessionen, die zu Klimaxzuständen führen, die im Regelfall irgendwann zusammenbrechen.

Bei den Konsumenten auf den verschiedenen trophischen Ebenen dieser Systeme stoßen wir auf starke Abundanzschwankungen mit Massenvermehrungen und Übernutzungen von Ressourcen (s. dazu Abb. 7a, b). Wir finden in solchen Gemeinschaften im Regelfall sehr einfache, kurze Nahrungsketten, die zu sehr starken Wechselwirkungen zwischen Vertretern der verschiedenen trophischen Niveaus führen und sehr einseitige Ressourcennutzungen bedingen. Hier fehlen offensichtlich gute Dämpfungseigenschaften, weshalb es zu den starken Schwankungen bei den wenigen Arten kommt, die fast die ganze Biomasse auf sich vereinen und die die Stoff- und Energieflüsse bestimmen – und oft dann letztlich von abiotischen Faktoren besonders stark beeinflusst werden.

Betrachten wir auf der anderen Seite besonders artenreiche Systeme, wie wir sie am ausgeprägtesten in Tieflandregenwäldern und Korallenriffen finden, dann suchen wir in aller Regel vergeblich nach einigen wenigen dominanten Arten, die den größten Teil der Biomasse auf sich vereinen, sondern wir finden

vielmehr ungemein viel egalitärere Verhältnisse: Von Sonderfällen abgesehen, sind in diesen Biozöosen alle Arten selten –und der für unsere Betrachtung hier wesentlichste Punkt scheint der zu sein, dass diese Systeme in erster Linie durch schwache Wechselwirkungen und vielfältig verwobene Nahrungsnetze geprägt sind. Zwischen den einzelnen, in einem Netz verwobenen Arten fließen nur geringe Energie- und Stoffmengen. Räuber-, Parasiten und Krankheitserreger aber auch Mutualisten üben sehr wichtige Kontrollfunktionen aus und sorgen dafür – inzwischen z. B. für die Keimlinge und den Jungwuchs von Bäumen nachgewiesen (GILBERT et al. 1994, WEBB & PEART 1999, GIVNISH 1999) – dass etwas häufiger gewordene Arten in ihren Abundanzen eher wieder reduziert und seltenere eher wieder häufiger werden.

Interspezifische Konkurrenz scheint dagegen in diesen sehr artenreichen Systemen – zumindest auf den höheren trophischen Ebenen (wenn man von einigen Wirbeltiertaxa absieht) nur eine begrenzte Rolle zu spielen, was dort nicht verwundert, wo z. B. Räuber und Parasiten alle Nutzer einer bestimmten Ressource immer so kontrollieren, dass sie unter der Kapazitätsgrenze festgehalten werden. Dass aber z. B. auch zwischen den bis zu mehr als 30 Ameisenarten, die die Krone eines einzigen relativ kleinen Baumes in der unteren Kronenschicht eines noch intakten Regenwalds bewohnen, fast keine Konkurrenz nachzuweisen ist, dass es uns bei Studien zur Struktur von Baumkronengemeinschaften in Borneo in keinem Fall gelungen ist, negative Assoziationen, d. h. also gegenseitigen Ausschluss von Arten zu finden, wie sie sonst gerade bei den sedentären, stark territorialen Ameisen (Abb. 8a,b) in vielen anderen Lebensräumen ubiquitär sind, war doch sehr überraschend (s. dazu: GÖTZKE & LINSENMAIR 1996, FLOREN & LINSENMAIR 1998, FLOREN & LINSENMAIR 2000). Interessanterweise verändert sich das Bild schlagartig und fundamental, wenn ein solcher Wald starkem anthropogenen Wandel unterworfen wird. In einem sich nach einem Kahlschlag regenerierenden Jungwald, der mit Primärwald oder einem noch guten Sekundärwald in direkter Verbindung stehen kann, können sich dann trotzdem auch nach 10 Jahren der Regeneration nicht mehr als knapp 10% der Arten des Primärwalds halten, obwohl hier sicher ein dauernder Einstrom von Geschlechtstieren aller Hunderte von Arten des Primärwalds stattfindet. Die wenigen Arten, die sich halten können, bilden aber ganz andere Gemeinschaftsstrukturen aus (FLOREN & LINSENMAIR 2001 a,b) als die, die im Primärwald zu finden sind.

Während im Primärwald die Zusammensetzung der Ameisengemeinschaft von Baum zu Baum völlig zufällig schwankt und absolut nicht vorhersagbar ist, finden wir ganz ausgeprägte Dominanzverhältnisse, negative und positive Assoziationen und eine sehr gute Voraussagbarkeit der Zusammensetzung der Artengemeinschaften in den gestörten Gebieten. Die

Gründe für diese Unterschiede könnten in erster Linie in der Nahrungsverteilung liegen. Sieht man von bestimmten Typen von Myrmekophyten, d. h. von mit bestimmten Ameisenarten in obligatorischer Symbiose lebenden Pflanzen ab, dann dürfte die Nahrung für die vielen Ameisen [sie stellen meist mehr als 50% aller Insektenindividuen und ihre Biomasse übertrifft die der Wirbeltiere in einem solchen Wald deutlich (FIGTTKAU & KLINGE 1973, HÖLLDÖBLER & WILSON 1990)] meist sehr feinkörnig und in wichtigen Anteilen meist auch sehr zufällig verteilt sein. Unter solchen Bedingungen ist es unökonomisch, das für die sichere Versorgung eines Volkes notwendigerweise sehr große und dazu durch seine Dreidimensionalität noch sehr kompliziert gestaltete Territorium zu verteidigen. Es dürfte hier viel günstiger sein, die Energie voll in die Nahrungssuche zu stecken – und dann nur noch auf dieser Ebene indirekte Konkurrenz zu betreiben, indem man schneller ist als die interspezifischen Konkurrenten. In solchen Systemen ist es besonders wichtig, gute Ausbreitungsfähigkeit zu besitzen, denn es bieten sich immer nur zeitlich sehr eingeschränkte, punktuelle Fenster, die eine erfolgreiche Neuansiedlung erlauben. Diese und weitere Aspekte kann ich hier jetzt aber nicht weiter ausführen.

9. Die Bedeutung schwacher Wechselwirkungen

Wir müssen zu unseren grundsätzlichen Problemen zurückkommen. Auf die Frage, was gewinnen Ökosysteme mit zusätzlichen Arten können wir jetzt eine vorläufige Antwort geben. Da sich auch die artenreichsten Ökosysteme in ihrer Produktivität nicht – oder doch nur maximal um den Faktor 2-3 und nur in bestimmten Kompartimenten: in Tropenwäldern z. B. nur bei den Blättern, Blüten, Früchten – von produktiven Wald-Ökosystemen der gemäßigten Breiten unterscheiden, muss ihre um ein bis über 2 Zehnerpotenzen höhere Artenzahl zwingend mit der Reduktion des Biomasseanteils und damit der Reduktion auch des Umsatzes, Ressourcenverbrauchs etc. der einzelnen Art verbunden sein. Je kleiner und vielfältiger diese Portionen werden, umso mehr werden *schwache Wechselwirkungen* in einer solchen Gemeinschaft bestimmend werden. Umso vielfältiger werden die Verknüpfungen, umso besser werden alle Ressourcen genutzt werden – aber in jeder zwischenartlichen Beziehung nur in kleinen Portionen. Damit erreicht das System höchste Effizienz in der Ressourcennutzung. Da, wo noch starke Wechselwirkungen zwischen einzelnen Arten vorhanden sind, werden sie – wegen der kleinen Flüsse von Energie und Stoffen – quantitativ recht bedeutungslos bleiben, es sei denn sie betreffen Schlüsselarten, deren funktionale Bedeutung weit höher liegt, als ihrem Biomasseanteil entspricht. Insgesamt wird das System durch diese schwachen Wechselwirkungen stabilisiert. Es dürfte an Konstanz gegenüber intrinsischen und gegenüber externen Störungen gewinnen, solange die-

se nicht bestimmte Grenzwerte überschreiten. Und auch da, wo solche Grenzen überschritten werden, müssen wir erwarten, dass sich der Artenreichtum durch Portfolio-Effekte und partielle funktionale Redundanz auszahlt: Je mehr Arten vorhanden sind, umso größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass auch starke Veränderungen von noch relativ vielen überstanden werden und damit das System noch zur Selbsterhaltung fähig bleibt, und es auf der Grundlage eines noch relativ guten, durch den Flaschenhals geretteten evolutiven Potentials wieder einigermaßen rasch Diversität durch neue Speziationen nachproduzieren kann.

Auch die reichsten heute existierenden Biozöosen dürften immer noch weiteren Arten, die noch nicht (voll) genutzte Ressourcen verwerten können, Lebensmöglichkeiten bieten. Sektorale Sättigungen scheint es sehr wohl zu geben, aber für eine prinzipielle Sättigung ganzer Biozöosen haben wir keine guten Hinweise. Die Evolution neuer Arten dürfte dabei gerade in den besonders diversen Systemen durch mehrere Faktoren gefördert werden. Zu diesen gehören u. a. neben der Kleinheit der Populationen und der extremen Mosaikförmigkeit der Ressourcenverteilung höchstwahrscheinlich auch lokal relativ konstante Bedingungen für evolutiv signifikante Zeiträume. Je konstanter Bedingungen sind, umso eher werden sie sehr spezielle Adaptationen fördern und damit als Nebeneffekt die ökologische Potenz der Populationen reduzieren, wogegen unter lokal stark schwankenden Bedingungen immer gegen eine solche Spezialisierung selektiert werden wird. Je konstanter, umso eher werden damit dann aber Unterschiede in den lokalen Bedingungen zu lokalen Anpassungen führen und diese dann Artbildungen fördern. In diesem Zusammenhang sind jüngste Ergebnisse aus tropischen Ökotonlebensräumen sehr interessant, die zeigen, dass Selektion auch gegen starken Genfluss sehr erfolgreich sein kann (SMITH et al. 1997), wir also hier für eine Artbildung entlang von klimatischen Gradienten, etwa nach der Höhe oder sich ändernder Wasserverfügbarkeit, nicht immer die volle, langfristige Unterbrechung des Genflusses voraussetzen müssen.

Im schon eng geflochtenen Netz dürften den neuen Arten aber wohl in aller Regel auch immer nur kleine Ressourcen-Portionen zufallen und der Vielfalt der Kontrolleure werden sie sich auch nicht entziehen können. Damit sollten solche alten, artenreichen Biozöosen, solange sie einigermaßen ungestört sind, gegen katastrophale Auswirkungen von Neozoen und Neophyten gut geschützt sein, soweit diese nicht Funktionstypen repräsentieren, mit denen die betrachteten Gemeinschaften in langen evolutiven Zeiträumen nie etwas zu tun hatten. Dies hat sich auch vielfach so bestätigt, wie schon weiter oben ausgeführt wurde.

10. Integrierte Ökosystemleistungen als Beiträge zu den Biosphärenleistungen

Die bis jetzt vorgestellte Form der Förderung von Ökosystemkonstanz durch Artenakkumulation mit der Folge schwacher Wechselwirkungen und positiver Rückkopplungen zur weiteren Artenbildung und Artenakkumulation ist nicht der einzige Weg, wie eine zunehmende Konstanz erreicht wird.

Weitere sehr wichtige Beiträge liefern Schlüsselerfindungen bestimmter Taxa und summierte, auf der Landschaftsebene erbrachte Leistungen der Ökosysteme. Ein für uns besonders wichtiger Aspekt ist der der Klimakontrolle. Schlüsselerfindungen sind dabei neben dem Prozess der Photosynthese und dem aeroben Stoffwechsel u. a. von Organismen hergestellte Moleküle (verschiedene Aerosole von Algen und auch von vielen Tropenbäumen, analoge Produkte von Bakterien), die Wolkenbildung induzieren und als Kondensationskeime das Abregnen unter Temperaturbedingungen fördern, unter denen ohne sie die Temperaturen noch nicht niedrig genug wären, um die Bildung von Eiskristallkeimen zu erlauben (SCHNELL & VALI 1976, VALI et al. 1976, MAKI & WILLOUGHBY 1978, SANDS et al. 1982). Die Wolkenbildung verstärkt in hohem Maß die Albedo und verhindert so ein sehr starkes Aufheizen der bodennahen Schicht bzw. der Wasseroberfläche. Der Regen selbst wirkt in die gleiche Richtung – es resultiert eine Dämpfung von Temperaturextremen und von Trockenphasen. Notwendig dazu ist natürlich, dass genügend Wasserdampf vorhanden ist – und der wird auf dem Land in erster Linie über die Vegetation geliefert. Im Zusammenspiel von Evapotranspiration der Vegetation und Abgabe von Ärosolen entstehen viele der lokalen Regen, die vor allem im Inneren größerer Landflächen von hoher Bedeutung sind. Sie zeichnen z.T. scharf die Verteilung der Vegetation nach, schon Flüsse oder stärker gestörte Flächen werden oft ausgespart.

Je reicher die Vegetation, umso höher und gleichmäßiger ist die Verdunstung, solange das Wasser nicht limitiert ist. Ein artenreicher tropischer Regenwald ist ein hervorragender Wasserdampfproduzent.

Effektiv kann das System nur sein, wenn große Flächen zur Verfügung stehen – und es steht zu befürchten, dass bei deren Reduktion nicht einfach nur stets direkt korreliert die Generierung von lokalem Regen reduziert wird. Vielmehr ist hier, wie auch bei vielen anderen Prozessen zu erwarten, dass Schwellenphänomene vorliegen, die bei Erreichen einer kritischen Grenze dann zu einem plötzlichen Umschlag führen. Wir kennen solche Phänomene am besten von Seen mit hoher Pufferkapazität. Sie können die Einleitung von Säuren lange voll kompensieren, bis dann bei Erreichen des Grenzwerts der ganz plötzliche Umschlag kommt. Solche nicht-linearen Prozessverläufe sind unserem intuitiven Denken leider weit-

gehend fremd, was uns immer wieder zu massiven Fehlurteilen verleitet.

Im marinen Bereich spielt hier das DMS, das Dimethylsulfid, das von einer Reihe von marinen Algen in die Atmosphäre abgegeben wird, eine sehr wichtige Rolle als Aerosol (NISBET 1994, HAMILTON & LENTON 1998). Wie konnten solche Substanzen, die vielen anderen Arten, letztlich dem ganzen Ökosystem durch homöostatische Klima-Regelung nützen, primär selektiert werden? Da sollte man stets einen direkten Nutzen für die Erzeuger annehmen? Was nun den oder die ersten Schritte angeht, wissen wir nicht, was das war. Wir kennen aber seit jüngstem (HAMILTON & LENTON 1998) einen direkten Nutzen – und der besteht darin, dass durch die Wolkenbildung ein Sog entsteht, in dem solche Algen (es handelt sich dabei um sehr kleine Formen) in die Atmosphäre hochgezogen werden und sich dann mit den ziehenden Wolken großräumig verbreiten lassen können, was natürlich eine hervorragende Erfindung ist – wie jede Form des Fliegens. Ich habe schon gleich eingangs als ein weiteres Beispiel die Konstanzhaltung der Sauerstoffkonzentration bei 21 % erwähnt. Was für den Sauerstoff gilt, gilt in mehr oder weniger ähnlicher Weise für alle anderen Gase der Atmosphäre (von den Edelgasen abgesehen). So wird z. B. auch die Stickstoffkonzentration sehr genau bei 78 % eingeregelt, d. h. heißt aber, dass Stickstofffixierende biotische und abiotische oxidative, nitrifizierende Prozesse und bakterielle Reduktions- (= Denitrifikations)prozesse zu N_2 sehr genau austariert sein müssen, andernfalls müsste der Stickstoffgehalt der Atmosphäre bereits im Lauf von nur einigen Millionen Jahren schon deutlich abnehmen.

Auf wesentlich längeren Zeitskalen finden hier – aber wohl wieder nur innerhalb bestimmter Grenzen – auch solche Regelungen zwischen CO_2 , Sauerstoff und Phosphor (als Silikat-Karbonat-Kreislauf: BERNER et al. 1983) statt, die rein von biologischen Systemen, d. h. letztlich immer von interagierenden Organismen gesteuert werden: Über CO_2 -Zunahme – etwa in der Folge weiträumiger Waldbrände, entstehen zum einen Treibhauseffekte mit verändertem Klima und weiter sich erhöhendem CO_2 -Angebot, zum anderen kommt es durch Ausschwemmen der Brandflächen zu einem erhöhten Phosphorangebot und damit zur vorübergehend verstärkten marinen Biomasseproduktion und erhöhter mariner Sedimentation von Biomasse, und damit wieder zum Phosphor- und Kohlenstoffentzug mit der Folge, dass längerfristig die vorherige CO_2 -Konzentration wieder eingestellt wird, wobei die großen Waldsysteme eine ganz zentrale regulierende Rolle über ihr Wachsen und ihr Schrumpfen spielen.

11. Welche Folgerungen sind zu ziehen?

Was ist nun als Quintessenz aus dem zu ziehen, was wir zur ökosystemaren Rolle der Diversität schon

wissen oder mit einigermaßen gutem Grund vermuten? Was ergibt sich als notwendige Konsequenz für unseren Umgang mit unserem natürlichen Biodiversitätserbe?

Wir sind für unsere Existenz auf die kostenlosen – und daher in ihrem Wert von der Mehrheit der Menschheit grob unterschätzten – Leistungen von Ökosystemen lebensnotwendig angewiesen. Diese Leistungen entstehen aus der Interaktion von vielen verschiedenen Organismen untereinander und mit ihrer abiotischen Umwelt in lokal angepassten, stark geschichtlich geprägten Lebensgemeinschaften, deren einzelne Mitglieder sich zweifellos in ihrem jeweiligen momentanen Funktionswert unterscheiden. Die meisten Leistungen sind – zumindest in den artenreicheren Systemen – mehrfach abgesichert, aber nicht durch echte, volle Redundanz der Mitglieder gleicher Gilden, sondern durch eine mehr oder weniger enge Komplementarität, die es erlaubt, über einen weiten – aber eben keineswegs beliebig weiten – Schwankungsbereich der ökologischen Randbedingungen die Leistungen weitgehend konstant zu erhalten. Der Ausfall einzelner Arten innerhalb solcher Gilden wird meist keine dramatischen unmittelbaren Wirkungen zeigen. Abgesehen aber von Arten, die auch natürlicherweise aussterben würden (nach vielen verschiedenen Schätzungen pro Jahr nur 1/1000 bis 1/100 000 der durch unser Wirken derzeit jährlich vernichteten Arten – s. DE WIT 1997), bedeutet aber jede verlorene Art auf mehreren Ebenen einen Verlust: Evolutionswert, wissenschaftlicher Wert, künftiger Optionswert – und auf jeden Fall auch Nutzwert im ökosystemaren Kontext, denn jede existierende Art steuert ihren, wenn auch vielleicht nur sehr kleinen Beitrag zur Funktion des Ganzen bei. Bei über 90% der bekannten Arten wissen wir aber nichts Genaues über die ökologische Rolle – und die Bekannten machen vermutlich kaum 10% der tatsächlich Vorhandenen aus. Hier haben wir also in fast allen Fällen keinesfalls die notwendigen Kenntnisse, um zu entscheiden, was auch nur momentan verzichtbar wäre.

Die größten Biodiversitätsverluste finden derzeit dort statt, wo die Diversität am höchsten ist, nämlich in den Tropen – und zwar sowohl im terrestrischen, wie im marinen Bereich. Hier führen starke Eingriffe zu hohen Diversitätsverlusten, und diese führen dann offensichtlich zu grundsätzlichen Änderungen in der Systemdynamik und dies bedeutet wohl immer die Schwächung verschiedener Stabilitätseigenschaften. Welche sich selbst verstärkenden Prozesse hiermit angestoßen werden, können wir vorerst noch nicht definitiv sagen – alles spricht aber dafür, dass wir hier den Bogen homöostatischer Regelfähigkeit in weiten Teilen schon überspannt haben. Leider fehlen uns aber überall die handfesten wissenschaftlichen Ergebnisse und die Versäumnisse der Vergangenheit lassen sich hier auch mit ganz großem Aufwand nicht schnell kompensieren, da viele Prozesse langsam, indirekt, über viele Zwischenstufen ablaufen, und sich

daher Eingriffsfolgen oft erst nach Jahrzehnten, wenn nicht noch nach deutlich längeren Zeitspannen klar erkennen lassen.

Auf die heute bei jeder entsprechenden Diskussion mit Laien und Fachleuten aus anderen Disziplinen immer und immer wieder gestellte Frage: Wieviel Diversität brauchen wir denn, wieviele Arten sind denn nötig, um die Ökosysteme lebensfähig zu halten? – können wir keine wissenschaftlich abgesicherten Antworten geben – und werden diese auch nicht bald geben können, da unser Unwissen zu groß ist. Für jedes System wäre die Frage auch sicher verschieden zu beantworten, denn alle Ökosysteme sind durch ihre unwiederholbare, einzigartige geschichtliche Entwicklung voneinander verschieden. Eine allgemeine – nicht gänzlich triviale – Antwort, die für einen hiesigen Buchenwald und gleichzeitig für einen neotropischen Regenwald gilt, wird es nie geben – und zwar auf keiner Ebene der Betrachtung.

Was wir aber auf jeden Fall schon sagen können, ist, dass es letztlich auch gar nicht sinnvoll ist, die Frage so zu formulieren, denn nur in einer verschwindend geringen Anzahl von Fällen stellt sich uns wirklich das Problem und haben wir gleichzeitig die Möglichkeit der Entscheidung, eine Art aussterben zu lassen oder sie zu bewahren. Eine solche Entscheidung setzt voraus, dass es sich um bekannte Arten handelt, deren Ökologie wir einigermaßen kennen. Dies ist aber nur eine verschwindend kleine Minderheit von solchen Organismen, die entweder für uns in irgendeiner Weise nützlich sind, die hohen Symbolwert haben und/oder denen wir einen wesentlichen Eigenwert zubilligen oder von denen wir wissen, dass es sich um Schlüsselarten handelt. Von weit über 90% der Arten wissen wir, wie jetzt schon mehrfach betont, aber gar nichts – wir wissen nicht mal etwas von ihrer Existenz. Die meisten dieser Arten sind keine kuscheligen warmblütigen Wirbeltiere oder ästhetisch bezaubernde Schmetterlinge oder Blütenpflanzen, sondern Insekten und Milben, Nematoden, Pilze, Algen, Mikroben aller Art etc., zu denen die meisten Menschen kein oder zumindest kein positives Verhältnis haben, die aber in vielen Fällen die entscheidenden ökosystemaren Leistungen erbringen. Demgegenüber fallen die ökologischen Leistungen der Organismen, um deren Fortbestehen wir uns die größten Sorgen machen, oft nicht ins Gewicht. Diese unendlich vielen Unbekannten, in ihrer Bedeutung Un- bzw. Verkannten werden nie durch gezielte Entscheidungen ausgerottet, sondern sie werden durch Zerstörungen ihrer Habitate eliminiert – und Wichtigste und weniger Wichtige gehen dabei unbeschadet gleichermaßen zugrunde.

12. Wie kann ein Höchstmaß an Diversität bewahrt werden?

Der nachhaltige Schutz von Habitaten gegen zerstörerische Nutzung bietet wohl den einzigen wirklich sinnvollen Ansatz einer effektiven, längerfristigen

Bewahrung eines bedeutenden Teils der Biodiversität und mit ihm die Aufrechterhaltung der Funktionsfähigkeit der Ökosysteme und damit wieder der Biosphäre. Wir brauchen dazu möglichst große bzw. genügend kleinere, durch wirklich funktionierende Korridore miteinander verknüpfte Flächen. Die Schätzungen für deren notwendige Größe, die von verschiedenen Seiten gegeben werden, bewegen sich alle etwa bei Mindestflächen von 10-20% eines jeden weiträumigeren Ökosystemtyps, die in einem möglichst natürlichen Zustand gehalten werden sollten (bei kleinen speziellen Lebensräumen liegen die Prozentsätze notwendigerweise höher – und können dort durchaus 100% erreichen).

Zu betonen ist dabei zweierlei:

1) die 10-20% sind reine Schätzungen „aus dem Bauch heraus“. Sie orientieren sich vielleicht viel zu stark an den schon von der Menschheit geschaffenen Realitäten und könnten sich als zu niedrig erweisen, um die Biosphäre langfristig zu stabilisieren. Weltweit sind derzeit auf dem Papier etwa 5% der Landfläche geschützt, tatsächlich auch effektiv geschützt sind nicht mehr als 3%. Damit erscheinen dann Zielvorgaben von 10-20% schon als vermessen. In vielen Fällen sind die schon eingerichteten Schutzgebiete zu klein – und die verbliebenen Restflächen sind ebenfalls zu klein und zu fragmentiert, um noch die Dimensionen zu erreichen, unter denen sich die entsprechenden Ökosysteme selbst stabilisieren und evolutiv weiterentwickeln können. Wer glaubt, dass wir das durch gutes Management der Schutzgebiete ausgleichen könnten, befindet sich auf dem Holzweg – zum guten Management fehlen uns vorerst noch fast alle Voraussetzungen; wir können bisher kaum mehr, als die Wiederholung anderswo schon gemachter Fehler vermeiden, allzuoft um dann beim nächsten Versuch nur neue zu machen.

2) Wenn es gelänge 10-20% der Landfläche mit den repräsentativen Ökosystemen vor Raubbau und Konversion zu bewahren, könnten diese Areale nur dann ihre Leistungen erbringen, wenn sie gegenüber intensiv genutzten Flächen abgepuffert sind – bzw. die Nutzungen der Flächen um die Schutzgebiete ausreichend weiträumig so gestaltet sind, dass auch diese Areale zumindest noch in abgeschwächter Form die Leistungen der naturnah gebliebenen Habitate unterstützen.

„There are times when the most difficult decision of all is to acknowledge the obvious. It is obvious that the world's national economies are based on the goods and services derived from ecosystems; it is also obvious that human life itself depends on the continuing capacity of ecosystems to provide their multitude of benefits. Yet for too long in both rich and poor nations, development priorities have focused on how much humanity can take from our ecosystems, with little attention to the impact of our actions“ (WORLD RESOURCES INSTITUTE 2000).

Wenn wir weitermachen, wie bisher, dann müssen wir unbedingt mit baldigen massiven Einbußen der Ökosystemleistungen rechnen, die ja in vielen Fällen schon eingetreten sind. Millionen von km² sind ja schon von Menschen in des Wortes wahrster Bedeutung verwüstet, und damit ihrer Produktivität und ihrer ökosystemaren, die Biosphäre stabilisierenden und unser Wirtschaften fördernder Leistungsfähigkeit beraubt worden. Wenn wir unsere Abhängigkeit nicht erkennen und rasch wirklich große Anstrengungen unternehmen, unsere Lebensgrundlagen zu erhalten, von denen eine funktionierende Biosphäre einer der essentiellsten Teile ist, dann sind die Perspektiven schon der nächsten beiden Generationen sehr düster. Wir sollten endlich aus unseren Fehlern lernen. Und die dafür notwendige Umorientierung erfordert auch ein Umdenken, wie wir mit den wichtigsten Bausteinen der Ökosysteme, den Organismenarten umgehen. Hier kann ich mich voll dem anschließen, was der Wissenschaftliche Beirat der Bundesregierung: Globale Umweltänderungen in seinem Jahresgutachten 1999 (WBGU 2000) schreibt:

„Die vom Beirat vertretene Position eines gemäßigten Anthropozentrismus spricht jedoch dafür, dass eine grundsätzliche Erhaltung jeder Art geboten ist, es sei denn, dass mit dieser Haltung erhebliche gesellschaftliche Nachteile verbunden sind. Dies ist eine Grundentscheidung des Beirats, die höchstens bei extrem hohen Erhaltungskosten aufgegeben werden darf.“

Zusammenfassung

Das Leben in seiner heutigen Form hängt von kostenlosen Leistungen und frei zur Verfügung gestellten Gütern der Biosphäre ab. Keine Technik wird diese Leistungen und Güter je längerfristig und großräumig ersetzen können. Diese Leistungen entstehen aus der Interaktion von Myriaden von Organismenarten. Voraussetzungen für die aus den Interaktionen resultierenden Regelprozesse, die trotz dauernder Störungen für eine erstaunlich robuste Homöostase der Biosphäre sorgen, ist ein hohes Maß an struktureller und funktionaler Differenzierung der Organismen. Ohne sehr viel Diversität kann sich ein solches System nicht evolvieren, denn die Selektion begünstigt stets Spezialisierung. Trotz unserer absoluten Abhängigkeit von dieser biologischen Vielfalt kennen wir bis heute nicht einmal die Größenordnung ihrer Dimensionen, z. B. auf der Ebene der Arten, und von einem Durchschauen der Funktionsprinzipien sind wir noch sehr weit entfernt. Trotz all dieses Unwissens werden auf den politischen und wirtschaftlichen Entscheidungsebenen tagtäglich Weichenstellungen vorgenommen, die weitere Reduktionen der Biodiversität bedingen. Im vorliegenden Beitrag liegt der Schwerpunkt der Betrachtung auf der Diversität der Organismen auf der Artebene und zwar im Hinblick auf ihre Bedeutung für die Funktion von Ökosystemen. Die Frage, wieweit die Redundanz von Mit-

gliedern gleicher Gilden geht, wird im Detail behandelt, und die sich daraus ergebenden Folgerungen diskutiert. Weiterhin wird der derzeitige Stand der wiederaufgeflamten Diskussion um die Frage, wieweit hohe Diversität gute Stabilitätseigenschaften bedingt, dargestellt. Dann wird vor allem der Frage nachgegangen, wieso es in der Geschichte des Lebens den steten Trend zu höherer Diversität gibt: Was wird in Ökosystemen gewonnen, wenn die Vielfalt der Arten zunimmt, die Varianz ihrer Abundanzen abnimmt, stärkere Dominanzen einzelner Arten kaum mehr vorkommen, und damit dann schwache Wechselwirkungen zwischen den interagierenden Organismen das System prägen? Die immer wieder gestellte Frage, wieviel Diversität wir brauchen, wird diskutiert und für das praktische Handeln als meist sinnlos identifiziert. Abschließend wird gefragt, wie heute noch ein Höchstmaß der Diversität bewahrt werden könnte.

Summary

Life in its present form depends on free services and gratuitous provision of goods by the biosphere. No amount of human labour or sophisticated machinery will ever be able to replace these services and goods in the long-term or over extended areas. These services are created by the interaction of a myriad number of organisms. Precondition for the resulting regulatory processes arising from these interactions, which despite continuing disturbance provide for a surprisingly robust homeostasis of the biosphere, is a high measure of structural and functional differentiation of organisms. Without very high levels of diversity such a system cannot evolve, because selection always favours specialisation. Despite our absolute dependence on this biological diversity we are still ignorant about the size of its dimensions, for example on the species level and in our ability to understand the functional underlying principles. However, our limited knowledge does not prevent political and economic decisions being made daily that cause further reductions in biodiversity. In the present contribution emphasis is placed on viewing the diversity of organisms at the level of species specifically with regard to their importance for ecosystem function. The question of how much redundancy exists between members of the same guild is dealt with in detail and the resulting inferences are discussed. In addition, the current status of the renewed debate over the question of to what extent high diversity causes good stability attributes is depicted. Furthermore, I pursue the question of why throughout the history of life a steady trend towards higher diversity exists: What is gained by ecosystems when the diversity of species increases, when variance in abundances decrease, when stronger dominances of individual species hardly occur causing weak relationships between the interacting organisms to define the system? The always recurring question of how much diversity do

we need is discussed and identified as being largely irrelevant for practical purposes. In closing it is asked how the highest degree of diversity can currently be maintained.

Literatur

- AGRAWAL, A. & S.L. STEPHENSON (1995):
Recent successional changes in a former chestnut-dominated forest in Southwestern Virginia.- *Castanea* 60: 107-113.
- BARBIER, E.; J.C. BURGESS & C. FOLKE (1994):
Paradise lost? The ecological economics of biodiversity.- Earthscan Publications, London.
- BASSET, Y. (1992):
Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forests.- *Biol. J. Linn. Soc.* 47: 115-133.
- BERNER, R.A.; A.C. LASAGA & R.M. GARRELS (1983):
The carbonate-silicate geochemical cycle and its effects on atmospheric carbon dioxide over the past 100 million years.- *Amer. J. Science*. 283: 641-683.
- BROCK, T.; M. MADIGAN, J. MASTINKO & J. PARKER (1996):
Biology of Microorganisms. (8. Auflage).- Englewood Cliffs: Prentice Hall.
- CHAPIN III, F.; E.S. ZAVALA, V.T. EVINER, R. NAYLOR, P. VITOUSEK, H. REYNOLDS, D. HOOPER, S. LAVOREL, O. SALA, S.E. HOBBIIE, M.C. MACK & S. DIAZ (2000):
Consequences of changing biodiversity.- *Nature* 405: 234-242.
- CONDIT, R. et al. (2000):
Spatial patterns in the distribution of tropical tree species.- *Science* 288: 1414-1418.
- DEUTSCHER BUNDESTAG (Hrsg.). (1990):
Protecting the tropical forests: a high priority international task.- Bonner Universitätsdruckerei, Bonn.
- DE WIT (Hrsg.) (1997):
Living in Diversity.- RMNO/NRLO, Den Haag.
- DRAKE, J.A.; H.A. MOONEY, F. DI CASTRI, R.H. GROVES, F.J. KRUGER, M. REJMANEK, & M. WILLIAMSON (Hrsg.) (1989):
Biological invasions: A global perspective.- John Wiley and Sons, Chichester.
- EHRlich, P.R. & H.A. EHRlich (1981):
The causes and consequences of the disappearance of species.- Random House, New York.
- EHRlich, P.R., & E.O. WILSON (1991):
Biodiversity Studies: Science and Policy.- *Science* 253: 758-762.
- ELTON, C.S. (1958):
The ecology of invasions by animals and plants.- Chapman & Hall, London.
- FIEDLER, K. (1995):
Lycaenid butterflies and plants: hostplant relationships, tropical versus temperate.- *Ecotropica* 1: 51-58.
- (1998):
Diet breadth and host plant diversity of tropical- vs. temperate-zone herbivores: South-East Asia and West Palearctic butterflies as a case study.- *Ecological Entomology* 23: 285-297.
- FITTKAU, E.J. & H. KLINGE (1973):
On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem.- *Biotropica* 5: 2-14.
- FLOREN, A. & K.E. LINSÉNMAIR (1998):
Diversity and recolonisation of arboreal Fomicidae and Coleoptera in a lowland rain forest in Sabah, Malaysia.- *Selbyana* 19: 155-161.
- (2000):
Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forest? - *Oecologia* 123: 129-137.
- (2001a):
Anthropogenic disturbance changes the structure of arboreal tropical ant communities.- *Ecography*, im Druck.
- (2001b):
The influence of anthropogenic disturbances on the structure of arboreal arthropod communities.- *Plant Ecol.*, Special Volume, im Druck.
- GHILAROV, A. (1996):
What does 'biodiversity' mean: Scientific problem or convenient myth? - *TREE* 11 (7): 304-306.
- GILBERT, G.; S. HUBBELL, & R. FOSTER (1994):
Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest.- *Oecologia* 98: 100-108.
- GIVNISH, T. (1999):
On the causes of gradients in tropical tree diversity.- *J. Ecol.* 87: 193-210.
- GORSHKOV, V. & A. MAKARIEVA (2000):
Environmental safety, climate stability and the non-perturbed biota.- *IGBP Newsletter* 43: 24-25.
- GÖTZKE, A. & K.E. LINSÉNMAIR (1996):
Does β -diversity allow reliable discrimination between deterministically and stochastically assembled communities? - *Ecotropica* 2: 79-82.
- GROOMBRIDGE, B. (Hrsg.). (1992):
Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources.- Chapman & Hall, London, etc..
- GROOMBRIDGE, G. & M. JENKINS (Eds.). (2000):
Global biodiversity. Earth's living resources in the 21st century.- World Conservation Press.
- HAMILTON, W. & T. LENTON (1998):
Spora and Gaia: How microbes fly with their clouds. - *Ehology Ecology and Evolution* 10: 1-16.
- HEYWOOD, V. & R. WATSON (Hrsg.). (1995):
Global biodiversity assessment.- Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- HÖLLDOBLER, B. & E.O. WILSON (1990):
The ants.- Belknap Press, Harvard, Mass.
- HSU, K. (1982):
Mass mortality and its environmental and evolutionary consequences.- *Science* 216: 249-250.
- HUISMAN, J. & F. WEISSING (1999):
Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos.- *Nature* 402: 407-410.
- HUSTON, A. (1994):
Biological Diversity. The coexistence of species in changing landscapes.- Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- JABLONSKI, D. (1986):
Causes and consequences of mass extinction: A comparative approach.- in: Elliott, D. (Hrsg.): Dynamics of extinction. Wiley Interscience, New York: 183-230.
- JANZEN, D.H. (1997):
Wildland biodiversity management in the tropics.- in: Reaka-Kudla, M.L. et al. (Hrsg.): Biodiversity II. J. Henry Press, Washington DC.

- JOHNSON, K.; K. A. VOGT, H.J. CLARK, O. SCHMITZ, & D. VOGT (1996): Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems.- *TREE* 11 (9): 372-377.
- KASPAREK, M. (2000): Naturschutz in Entwicklungsländern. Neue Ansätze für den Erhalt der biologischen Vielfalt.-Heidelberg.
- KÖNIG, B. & K.E. LINSENMAIR (Hrsg.). (1996): Biologische Vielfalt. Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum Akademischer Verlag.
- KOVAC, D. (1999): Aus dem Naturmuseum. Exponat des Monats. November: Rätselhafte „Trilobitenlarven“.- *Natur und Museum* 129(11): 387-388.
- LAWTON, J. & V. BROWN. (1994): Redundancy in ecosystems.- in Schulze, E. & H. Mooney (Hrsg.): Biodiversity and ecosystem function Vol. 99. Springer Verlag, Berlin: 255-270.
- LINSENMAIR, K.E. (1990): Tropische Biodiversität: Befunde und offene Probleme.- *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 83: 245-261.
- (1995): Biologische Vielfalt und ökologische Stabilität.- in Markl, H. (Hrsg.): Wissenschaft in der globalen Herausforderung. Hirzel, Stuttgart: 267-295.
- (1998): Biodiversity Research: General aspects and state of the art in Germany.- in: EHLERS, E. & T. KRAFFT (Hrsg.), German Global Change Research. German National Committee on Global Change Research, Bonn: 12-35.
- (2000): Funktionale Aspekte der Biodiversität.- *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* Hannover 12: 85-100.
- LOVEJOY, T. (1994): The quantification of biodiversity: An esoteric quest or a vital component of sustainable development.- *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345: 81-87.
- LOVELOCK, J. (1991): Das Gaia-Prinzip.- Inselverlag, Zürich, München.
- (1994): Geophysical aspects of biodiversity.-in Solbrig, O. et al. (Hrsg.): Biodiversity and global change. CAB International with IUBS, Paris: 57-70.
- MAKI, L.R. & K.J. WILLOUGHBY (1978) Bacteria as biogenic sources of freezing nuclei.- *J. Appl. Meteor.* 17: 1049-1053.
- MAY, R.M. (1972): Will a large complex system be stable?- *Nature* 238: 413-414.
- (1974): Stability and complexity in model ecosystems.- Princeton Univ Press, Princeton.
- (1992): How many species inhabit the earth?- *Scientific American* 267: 18-24.
- MACARTHUR, R.H. (1955): Fluctuations of animal populations and a measure of community stability.- *Ecology* 36: 533-536.
- MCNAUGHTON, S.J. (1993): Biodiversity and function of grazing ecosystems.- in: E.D. SCHULZE & H.A. MOONEY (Hrsg): Biodiversity and Ecosystem Function (Ecological Studies 99): Springer, Berlin etc. 361-383.
- MILLER, D. & A. ROSSMAN (1995): Systematics, biodiversity, and agriculture.- *BioScience* 45 (10): 680-686.
- MYERS, N. (1984): The primary source. Tropical forests and our future. - W.W.Norton, New York London.
- (1997): The rich diversity of biodiversity issues.- in: Reaka-Kudla, M.L. et al. (Hrsg.): Biodiversity II.- J. Henry Press, Washington DC.
- NISBET, E. (1994): Globale Umweltveränderungen: Ursachen, Folgen, Handlungsmöglichkeiten.- Spektrum, Heidelberg, Berlin.
- NORTON, B. (1987): Why preserve natural variety?- Princeton Univ Press, Princeton, New Jersey.
- ORIAN, G.H., & J.H. DIRZO (1996): Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests. Ecological Studies 122.- Springer-Verlag, Berlin etc.
- PIMM, S.L. (1991): The balance of nature.- Univ. Chicago Press, Chicago.
- RAUP, D. (1986): Biological extinction in earth history.- *Science* 231: 1528-1533.
- RAVEN, P. (Hrsg.) (1980): Research priorities in tropical biology. National Academic Press, Washington, DC.
- ROSENZWEIG, M.L. (1995): Species diversity in space and time.- Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- SANDS, D.C.; V.E. LANGHANS, A.L. SCHAREN & G. DESMET (1982): The association between bacteria and rain and possible resultant meteorological implications.- *J. Hungarian Meteor. Service* 86: 148-152.
- SMITH, T.; R. WAYNE, D. GIRMAN, & M. BRUFORD (1997): A role for ecotones in generating rainforest biodiversity.- *Science* 276 (5320): 1855-1857.
- SMOCK, L.A. & C.M. MACGREGOR (1988): Impact of the American chestnut blight on aquatic shredding macroinvertebrates.- *J. North Am. Benthol. Soc.* 7: 212-221.
- SCHNELL, R.C. & G. VALI (1976): Biogenic ice nuclei: Part I. Terrestrial and marine sources.- *J. Atmos. Sciences* 33: 1554-1564.
- SOLBRIG, O.T.; H.M. VAN EMDEN & P.G.W.J. VAN OORDT (Hrsg.). (1994): Biodiversity and global change.- CAB International, Wallingford.
- SOULÉ, M. (Ed.). (1986): Conservation biology: The science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- TILMAN, D.; C.L. LEHMAN & C.E. BRISTOW (1998): Diversity – stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence?- *Am. Nat.* 151: 277-282.
- TILMAN, D. (1999): The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles.- *Ecology* 80: 1455-1474.
- (2000): Causes, consequences and ethics of biodiversity.- *Nature* 405: 208-211.

TRAVIS, J. & D.J. FUTUYMA (1993):
Global change: lessons from and for evolutionary biology.-
in: KAREIVA, P.M, J.G. KINGSOLVER & R.B. HUEY
(Hrsg.): Biotic interactions and global change.- Sinauer,
Sunderland, Massachusetts, 251-263.

VALI, G.; M. CHRISTENSEN, R.W. FRESH, E.L. GALYAN,
L.R. MAKI, & R.C. SCHNELL (1976):
Biogenic ice nuclei. Part II: Bacterial sources.- J. Atmos.
Sciences 33: 1565-1570.

WALKER, B. (1992):
Biodiversity and ecological redundancy.- Conserv. Biol. 6:
18-23.

WBGU-WISSENSCHAFTLICHER BEIRAT DER BUNDESREGIERUNG (2000):
Welt im Wandel: Erhaltung und nachhaltige Nutzung der
Biosphäre. Jahresgutachten 1999.- Springer, Berlin.

WEBB, C. & D. PEART (1999):
Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean
rain forest trees.- Ecology 80: 2006-2017.

WHITMORE, T.C. & G.T. PRANCE (Hrsg.) (1987):
Biogeography and Quarternary history in tropical America.
Clarendon Press, Oxford.

WILSON, E.O. (Hrsg.) (1992):
Ende der biologischen Vielfalt? Der Verlust an Arten, Genen
und Lebensräumen und die Chancen für eine Umkehr.
Spektrum, Heidelberg.

WILSON, E.O. & F.M. PETER (Hrsg.) (1988):
Biodiversity. National Academy Press, Washington.

WORLD RESOURCES INSTITUTE (2000):
A guide to World Resources 2000/2001: People and Ecosystems:
The Fraying Web of Life.- World Resources Institute.
Washington DC, USA.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. K. Eduard Linsenmair
Lehrstuhl für Tierökologie und Tropenbiologie
Biozentrum
Am Hubland
D-97074 Würzburg

Zum Titelbild:

Das Titelbild symbolisiert den Planeten Erde mit seiner Vielfalt an Pflanzen und Tieren und die besondere Stellung des Menschen. Als Homo sapiens ist es ihm gelungen, sich von zahlreichen lebenserschwerenden Zwängen der Natur zu befreien und sich eine eigene kostenintensive Welt zu schaffen. In wenigen hundert Jahren ist der Mensch vom physiologisch unbedeutenden Konsumenten zu einem globalen Manipulator geworden, durch welchen die Vielfalt des Lebens in erschreckendem Maße vermindert wird. Diese Entwicklung gefährdet die Erhaltung der uns seit Millionen von Jahren kostenlos zur Verfügung stehenden lebensfreundlichen Eigenschaften der natürlichen Umwelt.

(Titelbildmontage: H. O. Siebeck)

Die Veranstaltung und vorliegende Broschüre wurden mit Mitteln der Europäischen Union gefördert.

Laufener Seminarbeiträge 2/02

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175 - 0852

ISBN 3-931175-67-7

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen angehörende Einrichtung.

Die mit dem Verfassernamen gekennzeichneten Beiträge geben nicht in jedem Fall die Meinung der Herausgeber wieder. Die Verfasser sind verantwortlich für die Richtigkeit der in ihren Beiträgen mitgeteilten Tatbestände.

Die Zeitschrift und alle in ihr enthaltenen einzelnen Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung der AutorInnen oder der Herausgeber unzulässig.

Schriftleitung: Dr. Notker Mallach (ANL, Ref. 12) in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Otto Siebeck

Satz: Christina Brüderl (ANL)

Farbseiten: Fa. Hans Bleicher, 83410 Laufen

Redaktionelle Betreuung: Dr. Notker Mallach (ANL)

Druck und Bindung: Lippl Druckservice, 84529 Tittmoning

Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)